PHOTOMORPHOGENESE BEI PISUM SATIVUM

---

von

Hermann Lindner

aus Eschenfelden

1966

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41535718_0086

PHOTOMORPHOGENESE BEI PISUM SATIVUM

Der Naturwissenschaftlichen Fakultät

der Friedrich-Alexander-Universität

Erlangen - Nürnberg

zur

Erlangung des Doktorgrades

vorgelegt von

H e r m a n n L i n d n e r

aus Eschenfelden.

Als Dissertation genehmigt
von der Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Universität Erlangen - Nürnberg

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Tag der mündlichen Prüfung: 23.11.1966

Dekan: Universitätsprofessor Dr. K.Brodersen

1. Berichterstatter: Universitätsprofessor Dr. W. Haupt

2. Berichterstatter: Universitätsprofessor Dr. E. Kessler

Inhalt:

1. Einleitung 1
2. Methodik 2
   a) Material 2
   b) Bestrahlungsanlagen 2
   c) Der allgemeine Versuchsansatz 5
3. Experimenteller Teil 8
   A. Vorversuche 8
      a) Feststellung der geeigneten Sorte 8
      b) Weitere Parameter 8
   B. Hauptversuche 10
   1. Die Wachstumshemmung der Internodien 10
      a) Die Ermittlung der Wachstumskurven der Internodien 10
      b) Die Wirkungskurven für die Hemmung des Internodienwachstums 11
      c) Die Länge und Anzahl der Epidermiszellen 13
      d) Das Tockengewicht der Internodien 14
   2. Das Blattwachstum 15
   3. Die Öffnung des Plumulahakens 17
   4. Die Anatomie etiolierter und belichteter Internodien, speziell das Festigungsgewebe 19
   5. Der Gesamtstickstoff 22
   6. Die Blattpigmente 23
   7. Die Länge des Blattstieles 25
   8. Die Länge der Hauptwurzel 29
   C. Ergänzende Versuche 29
      Die Belichtung von Samen bei Pisum sativum 29
4. Diskussion 33
5. Zusammenfassung 38
6. Literatur 39

1. Einleitung

PARKER, HENDRICKS, BORTHWICK und WENT (1949), SALE und VINCE (1959), FURUYA und HILLMAN (1964), FURUYA und TORREY (1964) bewiesen, daß die Photomorphogenese der Internodien, Blätter und Seitenwurzeln bei Pisum durch Phytochrom kontrolliert wird. Weitere Literaturangaben (WENT 1941; STOLWIJK 1952; TORREY 1952; BJÖRN und VIRGIN 1958) über die photomorphogenetische Wirkung im Rotlicht lassen vermuten, daß das Phytochrom ganz allgemein für den Pisumkeimling die gleiche ausschlaggebende Rolle spielt wie für den Sinapis-Keimling (MOHR 1957, 1959a, 1962). Dann aber müßten die Dosis-Effekt-Beziehungen für die verschiedensten Photomorphosen einander ebenso gleich sein wie im Falle von Sinapis. Das gilt in gleicher Weise für eine mögliche Beteiligung der Hochenergiereaktion mit ihrem Wirkungsmaximum oberhalb 700 nm, die nach neueren Vorstellungen möglicherweise auf eine komplexe Reaktion des Phytochromsystems zurückgeführt werden konnte (HARTMANN 1966).

Da auf Grund von Praktikumsversuchen Zweifel an der oben postulierten Einheitlichkeit auftraten, soll im folgenden die Photomorphogenese von Pisum sativum anhand möglichst verschiedener Photomorphosen untersucht werden mit dem Ziel, ggf. auftretende Abweichungen zu erklären.

2. Methodik

a) Material

Alle verwendeten Samen stammen aus der Samengroßhandlung Hans Mühling, Lauf/Mittelfranken. Sichtbar beschädigte und außerordentlich große und kleine Samen werden verworfen. Ebenfalls solche, die während der zwanzig Minuten Beizung zu schnell quellen. Die Samen keimten sehr gleichmäßig und praktisch zu hundert Prozent.

b) Bestrahlungsanlagen

Hellrot- und Dunkelrotfeld*) sind im Konstantraum so angeordnet, daß zwischen ihnen kein Austausch von Streulicht möglich ist.

Hellrotfeld:

Als Strahlungsquellen dienen nach MOHR und SCHOSER (1959) drei Leuchtstoffröhren (120 cm lang), die praktisch nur

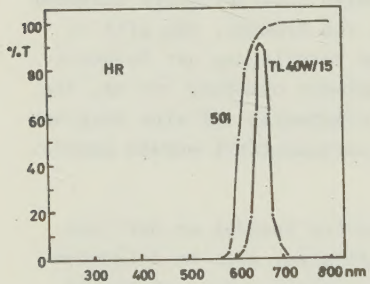


Abb. 1
Emission der Leuchtstoffröhre TL 40W/ 15, nach MOHR und SCHOSER (1959b) und Transmission des Plexiglasfilters 501, nach eigenen Messungen. Abszisse: Wellenlänge in Nanometer (nm).

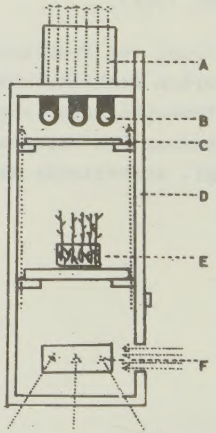


Abb. 2
Aufbau des Hellrotfeldes: A=Ventilator zur Entlüftung; B=Leuchtstoffröhren; C=Plexiglasfilter; D=Schiebetüre; E=Versuchsgefäß; F=Öffnungen für die einströmende Konstantraum-Luft. Die punktierten Linien geben den Weg der angesaugten Luft an.

*) Folgende Abkürzungen finden im Text Verwendung:
DK = Dunkelkontrolle; HR = Hellrot; DR = Dunkelrot;
NER = Niederenergiereaktion; HER = Hochenergiereaktion;
P = Phytochrom.

Strahlung zwischen 600 und 700 nm emittieren (Philips Leuchtstoffröhren, TL 40W/ 15). Um die dennoch schwache Blaustrahlung zu entfernen, die durch den an einigen kleinen Stellen lückenhaften Farbbelag austritt, wird zwischen Lichtquelle und Versuchsraum ein Plexiglasfilter Nr. 105 eingezogen. Erfahrungsgemäß werden diese Filter mit und ohne Blautransmission geliefert. Sind sie durchlässig für einen bestimmten Blauanteil, dann muß noch ein Gelbfilter Nr. 303 zugefügt werden. (Röhm und Haas GmbH, Darmstadt).
Für eine konstante Temperatur im Lichtfeld sorgt ein eingebauter Ventilator. Auch bei Dauerbelichtung steigt die Temperatur gegenüber dem Konstantraum (28 Grad) nur um maximal 0,5 Grad Celsius an. Die Intensität wird mit einer Thermosäule (Fa.Kipp) über ein Multiflex-Galvanometer ermittelt. Senkrecht unter der mittleren Röhre können mit 5 mm Wärmefilter KG1 1200 erg/cm^{2}sec ermittelt werden.

Dunkelrotfeld:
Als Strahlungsquelle (ebenfalls nach MOHR und SCHOSER 1959) dient eine Atrilux-Reflektorlampe (Philips: 500 W, 220 V, Temperatur des Glühfadens 2750° C).

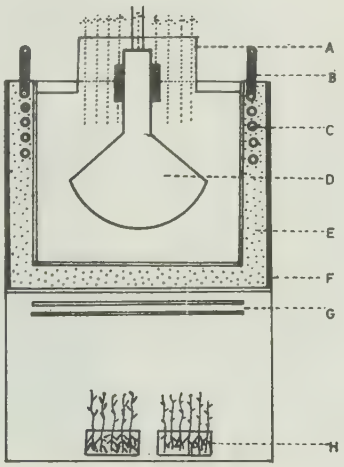


Abb. 3
Aufbau des Dunkelrotfeldes;
A=Abzugschacht für die Warmluft; B=Zulauf des Kühlwassers; C=Kühlschlangen aus Kupfer; D=Atrilux-Reflektorlampe; E=Kühlwassermantel mit etwas $CuSO_4$; F=Stanniolauskleidung der Außenwand; G=Filterkombination der Abb.4; H=Versuchsgefäß. Die Wände, die den Kühlwassermantel einschließen, bestehen aus 10 mm starkem Plexiglas.

Die Wärmestrahlung wird durch eine 3 cm starke Kühlwasserschicht weitgehend entfernt. Eine kleine Menge $CuSO_4$ verhindert die Vermehrung von Algen im Kühlwassermantel.

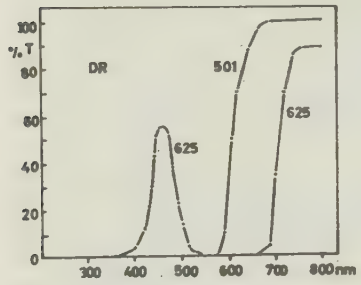


Abb. 4
Transmissionslinien der Plexiglasfilter im Dunkelrotfeld. 625 = Blaufilter; 501 = Rotfilter.
Blaufilter: 2 x 3 mm,
Rotfilter: 1 x 3 mm.

Als Filter, der nur eine Strahlung ab 700 nm erlaubt, dient eine Plexiglaskombination aus Rot (501) und Blau (627) (siehe Abb.4). Die Temperatur im Dunkelrotfeld steigt bei Dauerbelichtung um maximal $1^{o}C$ an. Mit der Thermosäule und aufgelegtem Wärmefilter KG1 (5 mm) werden über das Galvanometer 6500 erg/cm^2sec gemessen.

Sicherheitslampe:
Als Sicherheitslicht zur Beobachtung der dunkelgestellten

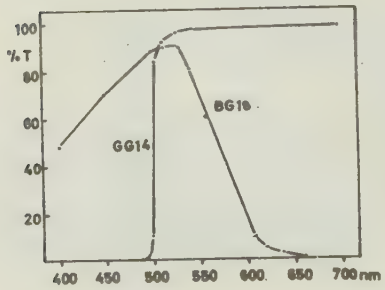


Abb. 5
Filterkombination für das Sicherheitslicht:
2 mm GG 14,
2 mm BG 18.

Pflanzen dient eine Mikroskoplampe mit der von MOHR und SCHOSER (1959b) verwendeten Sicherheitskombination (Abb.5). Der emittierte Strahlungsbereich ist photomorphogenetisch un--wirksam.

c) Der allgemeine Versuchsansatz

Alle Versuche erfolgen in einem Konstantraum bei 28°C. Die Samen werden zwanzig Minuten in 0,5 % Saponin-Sublimat-Lösung gebeizt und anschließend 5 Minuten in fließendem Leitungswasser gespült. Als Keimgefäße dienen Petrischalen (9,5 cm Durchmesser) mit zwei Lagen Filterpapier (Carl Schleicher und Schüll, Dassel). Sie werden im Autoklaven bei 1 atü 30 Minuten lang sterilisiert. In jede Petrischale kommen 35 Samenkörner. 10 ml Leitungswasser reichen zunächst für die Quellung aus. Die einzelnen Samenkörner sollen sich nicht berühren. Anschließend werden die Schalen dunkelgestellt. Nach einem Tag erhält jede Petrischale weitere 5 ml Leitungswasser. Am 4.Tage sind die Wurzeln

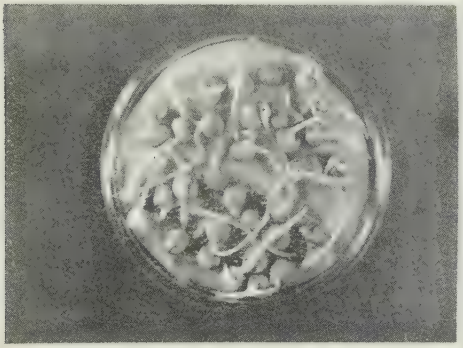


Abb. 6
Keimschale 4 Tage nach Beginn der Keimung.

Abb. 7 (unten)
Keimlinge, die in die Versuchsgefäße überführt werden.

so lang, daß die Keimlinge (Abb.6 und Abb.7) in die Versuchsgefäße überführt werden können. In den Keimschalen ist zu dieser Zeit immer noch freies Wasser vorhanden. Die Luftfeuchtigkeit in den Schalen ist daher während der Keimung sehr konstant.

Als Versuchsgefäße dienten anfangs Blumentöpfe (8 cm oberer Durchmesser, 7,5 cm Höhe) mit gewaschenem Sand, der nach jedem Versuch sterilisiert werden mußte. Die 5 Keimlinge pro Topf erhielten jeden Tag etwas frisches Wasser. Nach weiteren drei Tagen begann das Belichtungsprogramm. An drei aufeinander folgenden Tagen wurde je mit der gleichen Zeit belichtet.

Bei der Anzucht in Sand war es schwierig, die Wurzeln aus dem Sand vollkommen zu erfassen.

Wasserkulturen ermöglichen das:

Die Deckel von farblosen Kunststoffbehältern ("Gerda"-Kühlschrankdosen, 10 x 10 x 6 cm) werden mit 25 Löchern versehen (Abb.8). Der Durchmesser einer Bohrung beträgt 5 mm.

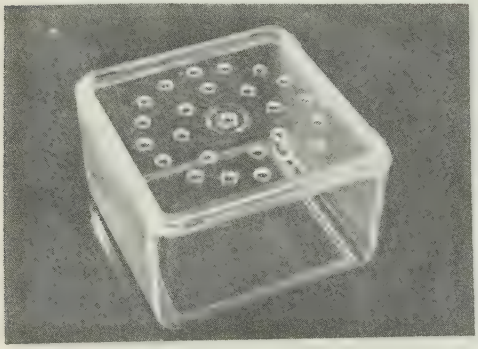
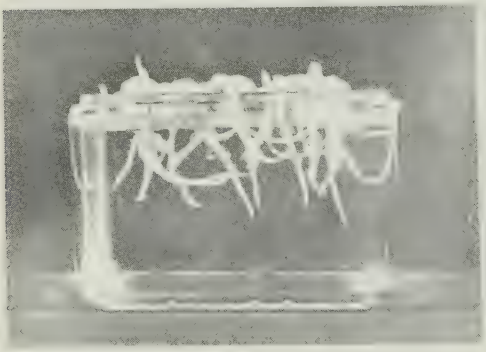


Abb. 8
"Gerda"-Schale als Versuchsgefäß.

Abb. 9 (unten)
Keimlinge, die 4 Tage nach Versuchsbeginn in das Versuchsgefäß überführt worden sind.



Das Wasser soll in den Versuchsgefäßen so hoch stehen, daß sich keine Luft zwischen Wasser und dem Deckel befindet. 25 der am besten gekeimten Erbsen werden in eine Versuchsschale überführt (Abb. 9).

Die Versuche werden mit Wasserkulturen durchgeführt und zeigen gegenüber denen mit Sand mehrere Vorteile:

1. Die Stichprobenfehler sind meist kleiner.
2. Längen, Seitenverzweigung und Trockengewicht der Wurzeln können ermittelt werden.
3. Das 1. Internodium liegt frei und kann ebenfalls belichtet werden.
4. Während der ganzen Dauer eines Versuches wird höchstens einmal Wasser nachgefüllt. Tägliches Kontrollicht entfällt daher.
5. In Hellrot- und Dunkelrotfeld kann die fünffache Pflanzenmenge gleichzeitig behandelt werden.
6. Die Versuchsvorbereitungen sind mit wesentlich weniger Arbeit verbunden.

3. Experimenteller Teil

A. Vorversuche:

a) Feststellung der geeigneten Sorte

Aus zwölf verschiedenen Samensorten wird für die folgenden Versuche diejenige ausgewählt, deren Keimlinge durch 3 x 60 Minuten Hellrot (an insgesamt 3 Tagen) die beste Etiolementverhinderung zeigen. Die verwendeten Samensorten sind:

1. Schalerbse	Kleine Rheinländerin,
2. Markerbse	Wunder von Kelvedon,
3. Buschohne	Saxa,
4. Buschbohne	Wachs beste von allen,
5. Buschbohne	Hofmanns Wachs Aurora,
6. Buschbohne	Corneli HZ,
7. Buschbohne	von Waveren's Favorit,
8. Stangenbohne	Terras Auenstolz,
9. Stangenbohne	Mombacher Speck,
10. Stangenbohne	Weiße Riesen,
11. Stangenbohne	Meisterstück o.F.,
12. Stangenbohne	Preisgewinner (Prunk).

Als entscheidender Faktor dient der Einfachheit halber die Länge der Internodien bzw. der Hypokotyle. "Kleine Rheinländerin" erfährt die größte Hemmung des Längenwachstums und zeigt außerdem die geringsten Schwankungen zwischen Pflanzen mit der gleichen Behandlung.

b) Weitere Parameter

Die Wahl weiterer geeigneter Parameter, die in die folgenden Untersuchungen mit einbezogen werden, kann teilweise anhand der Versuchspflanzen der Vorversuche getroffen werden.

Dunkelkontrollen und belichtete Pflanzen zeigen auffallende Unterschiede in der Größe der Blätter, der Länge der Blattstiele und Wurzeln und in der Pigmentierung.

Rein qualitativ läßt sich ein höheres morphologisches Alter aller mit Licht behandelten Pflanzen erkennen, was auf eine schnellere Differenzierung der pflanzlichen Gewebe hinweisen dürfte. Querschnitte durch die Internodien sollen über die Photomorphogenese der Xylem-, Phloem- und Sklerenchymzellen, die Endodermis und die Lignifizierung Aufklärung bringen.

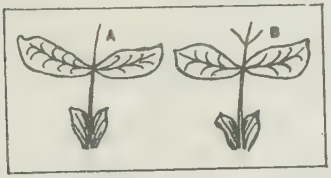


Abb. 10
Formen von Blattranken, wie sie mit geringen Ausnahmen gefunden werden.

Zum Zeitpunkt der Auswertung der Vorversuche sind die Plumulahaken bei Dunkelkontrollen und belichteten Pflanzen nahezu gestreckt, die Öffnung erfolgt im Licht jedoch wesentlich schneller.

Tab. 1

Bl 3	nur A
Bl 4	nur A
Bl 5	meist A wenig B
Bl 6	nur B

Weiterhin soll die Bildung des Gesamtstickstoffs untersucht werden, einer schon von MOHR an Sinapis erkannten Photomorphose. Keine Unterschiede ergeben sich in der Ausbildung der Blattranken, selbst nicht bei sehr kurzen (2 Sekunden) und extrem langen Belichtungszeiten (13 Tage Dauer-HR oder Dauerweißlicht). Mit geringen Ausnahmen sind die in Abb. 10 gezeigten Formen vertreten. An jeder Pflanze sind die Formen zu erkennen, wie sie in Tab. 1 angeführt sind.

B. Hauptversuche:

1. Die Wachstumshemmung der Internodien

a) Die Ermittlung der Wachstumskurven der Internodien. Der Vorversuch zeigt, daß eine Minute HR ausreicht, um eine Lichtreaktion zu sättigen. Eine Minute HR und eine Dunkelkontrolle werden in ihrem Wachstum während der ganzen Versuchsdauer miteinander verglichen (weitere Erklärung siehe Abb. 10).

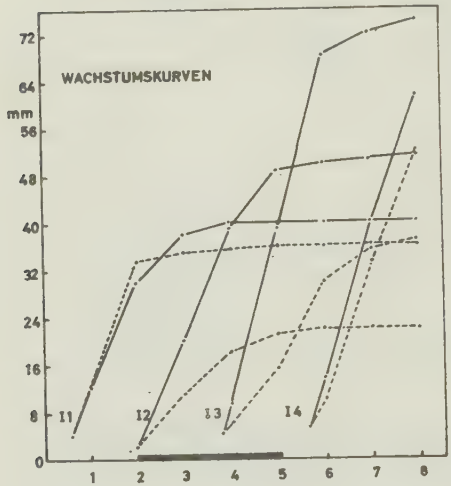


Abb. 11
Wachstumskurven der Internodien:
_____ = Dunkelkontrolle,
----- = HR-Belichtung.
Abszisse: Tage, an denen die Internodien gemessen wurden. Am Tage 0 wurden die Keimlinge in die Kulturschalen überführt. An den Belichtungstagen ist die Abszisse verstärkt gezeichnet. Ordinate: Länge der Internodien in mm. I=Internodium.

Man erkennt, daß die Internodien 2 und 3, die in ihrer Entwicklungszeit mit den Tagen der Belichtung zusammentreffen, die größte Hemmung des Längenwachstums durch HR erfahren. Sie sind für die weiteren Untersuchungen an Internodien somit am geeignetesten. Das Internodium 1, das bei Belichtungsanfang schon fast vollständig entwickelt ist, zeigt ebenso wie das Internodium 4, das erst nach dem Belichtungsprogramm zur vollen Entwicklung kommt, nur noch eine geringe Hinderung des Längenwachstums (vgl. auch GALSTON 1964). Die Längenunterschiede zwischen HR-Behandlung und Dunkelkontrolle sind

bei abgeschlossenem Wachstum jedoch signifikant. In Abb. 11 ist dieser Bereich für Internodium 4 nicht abgebildet.

b) Die Wirkungskurven für die Hemmung des Internodienwachstums.

Wir wissen, daß die Photomorphogenese der Internodien bei Pisum sativum durch Phytochrom gesteuert wird (siehe Einleitung). Die Länge der Internodien wird untersucht bei zunehmenden Belichtungszeiten von HR und DR (Abb. 12). Wie zu erwarten ist, zeigt HR schon bei

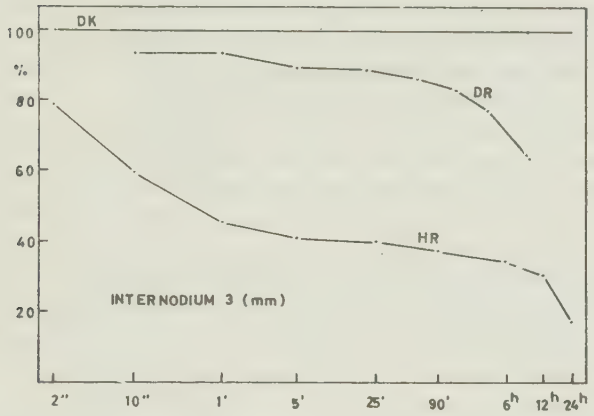


Abb. 12
DR=Dunkelrotbehandlung; HR=Hellrotbehandlung. Abszisse: Belichtungsprogramm, logarithmisch aufgetragen. Ordinate: Länge der Internodien in %, bezogen auf die Dunkelkontrolle mit 100 %. Jeder Kurvenpunkt ist der Mittelwert aus mehreren Versuchen. Jede Behandlung zählt mindestens 25 Pflanzen.

kurzen Belichtungszeiten (bis 1 Minute) eine starke morphogenetische Wirkung (Abb. 12, HR), die bei 1 Minute HR etwa gesättigt ist und als Niederenergiereaktion betrachtet werden kann. Nach einem Plateau, das bis

etwa 90 Minuten besteht, erfolgt ein erneuter steiler Abfall der Internodienlänge. Dieser wird für lange Belichtungszeiten erfahrungsgemäß als HER bezeichnet. Betrachten wir die Internodienlänge nach Dunkelrotbestrahlung, so zeigt sich für kurze Belichtungszeiten eine schwache Hemmung des Längenwachstums, die als schwache HR-Wirkung des DR bezeichnet wird. Bei langen Belichtungszeiten relativ hoher Intensität erfolgt mit DR dann ein steiler Abfall der Internodienlänge, für den das Hochenergiereaktionssystem verantwortlich ist (Abb. 12, DR).

Wenn wir die Hemmung des Längenwachstums bei kurzen Belichtungszeiten mit HR mit der NER erklären wollen, dann muß diese erfahrungsgemäß,mindestens zum großen Teil, durch nachfolgende Behandlung mit DR rückgängig gemacht werden können. In folgendem Versuch induzieren wir daher zunächst die Keimlinge einer Versuchsreihe mit 5 Minuten HR. Anschließend wird mit verschieden langen Zeiten DR belichtet. Das Ergebnis ist in Abb.13

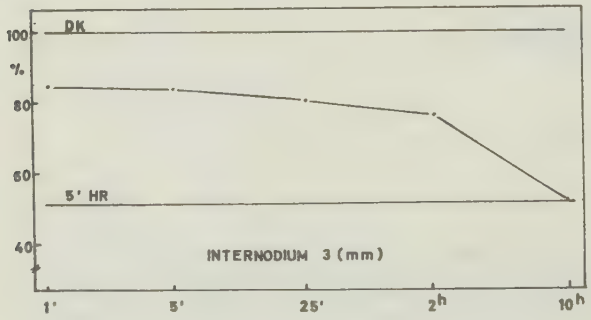


Abb. 13
Abszisse: Belichtungsprogramm für an die Induktion sich anschließende DR-Bestrahlung. Ordinate: Länge von Internodium 3 in Prozent, bezogen auf die Dunkelkontrolle mit 100%. Die DR-Umkehr von 1 Minute bis 2 Stunden DR ist signifikant.

aufgezeichnet. Als Vergleichswerte dienen eine Dunkelkontrolle und eine mit 5 Minuten HR bestrahlte Schale. Die HR-Dosis hindert hier die Länge des Internodiums bis auf 50% der Dunkelkontrolle. Schon 1 Minute anschließendes Dunkelrot reduziert diese Wirkung um 35 auf etwa 85 %. Die fünffache Menge DR führt zu keiner wirksameren Reduktion. Bei 2 Stunden anschließendem Dunkelrot beginnt wieder der steile Abfall der Hochenergiereaktion, wie er auch in der Abb. 12, DR zu sehen ist.

c) Die Länge und Anzahl der Epidermiszellen.
Nach den vorigen Versuchen wäre nun interessant zu wissen, ob die Hemmung des Längenwachstums in Licht auf eine Hinderung der Zellstreckung zurückzuführen ist, oder ob durch Belichtung auch die Anzahl der Zellen pro Internodium verändert wird. Untersucht werden Internodien mit sehr unterschiedlichen Lichtbehandlungen (DK, 1 Min., 5 Min., 24 Stunden). Ermittelt wird die Zahl der Zellen (Epidermiszellen) auf die Gesamtlänge des Internodiums.- Von Knoten 2 zu Knoten 3 wird ein Streifen Epidermis über die ganze Länge des Internodiums unter Wasser abgezogen und ebenfalls unter Wasser auf einen Objektträger gebracht. Mit einem Mikroskop kann nun die Zahl der Zellen bestimmt werden. Aus Tab. 2 geht hervor, daß

Tab. 2
Anzahl der Epidermiszellen auf die gesamte Länge des Internodiums. Die angegebenen Zahlen sind Mittelwerte aus je 24 Einzelwerten.

	Länge der Internod. mm	Zellenzahl pro Intern.	Durchschn. Zellenläng mm^{-3}
DK	67	175	389
1'	25	174	144
5'	22	167	129
24h	17	170	100

die Anzahl der Epidermiszellen pro Internodium gleich ist, Das bedeutet, daß die Hinderung des Internodiums nur auf eine Hinderung der Zellstreckung zurückzuführen ist.

d) Das Trockengewicht der Internodien.

Die Hemmung des Internodienwachstums kann statt durch Längenmessung auch durch Bestimmung des Trockengewichts dargestellt werden. Die Trockengewichtskurve für HR ist der Längenkurve sehr ähnlich; auf ihre Darstellung kann daher verzichtet werden.

Trotzdem werden beide Parameter nicht exakt proportional beeinflußt. Dies ergibt sich deutlich, wenn nicht das absolute, sondern das relative Trockengewicht dargestellt wird, d.h. Trockengewicht pro cm Internodienlänge (vgl. Abb. 14).

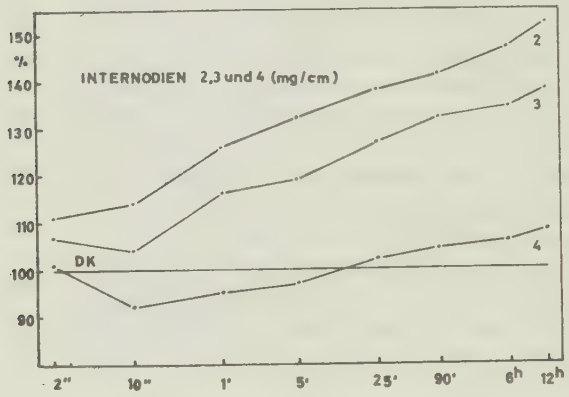


Abb. 14
Trockengewicht/ Länge der Internodien:
Abszisse: Belichtungsprogramm. Ordinate: Trockengewicht/ Länge bezogen auf die Dunkelkontrolle (DK).
2=Internodium 2; 3=Internodium 3; 4=Internodium 4.

Für das Internodium 2 ergibt sich ein gleichmäßiger Anstieg mit zunehmender Belichtung. Bei Internodium 3 erfolgt erst ein Anstieg bis 2 Sekunden HR, dann bis 1 Minute ein schwacher Abfall. Von da ab steigt die Kurve wieder gleichmäßig mit zunehmender Belichtung an. Im Internodium 4 zeigen 2 Sekunden HR noch fast keine Änderung zur DK. Bis 10 Sekunden HR fällt der

Wert um fast 10 % unter den der DK, um von hier an wieder gleichmäßig anzusteigen. Bei etwa 25 Minuten HR erreicht der Wert erst wieder die Höhe der Dunkelkontrolle. Die relativen Trockengewichte sind durch die Verknüpfung zweier Parameter recht komplexer Natur. Für weitere Folgerungen sind sie daher zunächst wenig geeignet.

2. Das Blattwachstum

Wie wir bereits gesehen haben, fördert Licht das Wachstum der Blätter. Mit zunehmender Belichtung erfahren die Blattspreiten eine Vergrößerung. Größte Länge, größte Breite und das Trockengewicht der Blättchen zeigen in Abhängigkeit von der Belichtungsdauer jeweils den gleichen Kurvenverlauf. In den meisten Versuchen wird

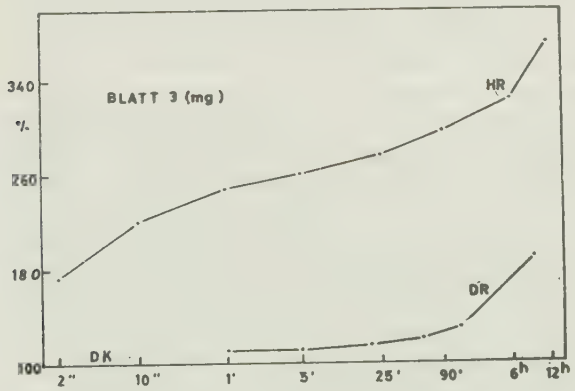


Abb. 15
DR=Dunkelrot; HR=Hellrot; DK=Dunkelkontrolle.
Abszisse: Belichtungsprogramm. Ordinate: Trockengewicht von Blatt 3 bezogen auf die Dunkelkontrolle mit 100 %. Jeder Punkt der Kurve ist der Mittelwert aus mehreren Versuchen mit mindestens je 25 Pflanzen.

daher die einfachere Methode der Trockengewichtsbestimmung gewählt. Getrocknet wird 12 Stunden lang im Trockenschrank bei 90°C. Die bei MOHR (1962) beschriebene Methode ist sehr zeitraubend. Einige Versuche zeigen außerdem, daß sich die Ergebnisse durch die verschiedenen Methoden nur um etwa 0,5 % voneinander unterscheiden. Diese Differenzen können in diesen Versuchen jedoch vernachlässigt werden. Die Kurve zeigt bei kurzen Belichtungszeiten zunächst den steilen Anstieg der Niederenergiereaktion (NER). Das Plateau von einer Minute an ist hier nicht so deutlich ausgeprägt wie bei den Internodien. Der steilere Anstieg bei langen Belichtungszeiten ist deutlich und kann als HER gedeutet werden (Abb. 15, HR). DR fördert das Blattwachstum bei kurzen Lichtstößen nur wenig. Lange gegebenes DR führt ebenfalls zu einer starken Blattvergrößerung, die mit der HER erklärt werden kann. Dieses Ergebnis gilt in gleichem Maße für Blatt 4 über Internodium 4.

Wie schon bei den Internodien, so wollen wir auch bei der Förderung des Blattwachstums untersuchen, ob die von uns als NER bezeichnete Reaktion von nachfolgendem DR revertiert werden kann. Keimlinge, die mit 5 Minuten Hellrot belichtet werden, vergrößern das Trockengewicht ihrer Blätter von 100 auf 260 Prozent. Das kann aus der Abb. 15 (HR) abgelesen werden. Dieser Induktion lassen wir eine Bestrahlung mit Dunkelrot folgen und erwarten, daß dadurch ein Teil der Hellrotwirkung aufgehoben wird. Das Ergebnis dieser Untersuchung ist in Abb. 16 wiedergegeben. HR bringt eine Förderung auf 260 Prozent. Eine Minute Dunkelrot reduziert die Förderung der Blätter schon um 70 Prozent. Dieser Effekt wird bis 2 Stunden Dunkelrot noch weiter verstärkt. Danach setzt wieder die Hochenergiereaktion ein, die zu einer Vergrößerung der Blätter und damit ihrer Trockengewichte führt.

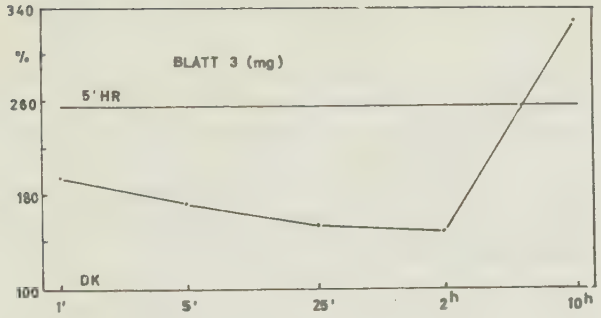


Abb. 16
Abszisse: Belichtungsprogramm für die DR-Bestrahlung nach der HR-Induktion. Ordinate: Trockengewicht von Blatt 3 (über dem Internodium 3) in Prozent, bezogen auf die Dunkelkontrolle mit 100%. Jeder Kurvenpunkt ist ein Mittelwert aus drei Versuchen mit mindestens je 25 Pflanzen.

3. Die Öffnung des Plumulahakens.

Eine charakteristische photomorphogenetische Reaktion von Dikotylen ist die Öffnung des Plumulahakens. Auch in der Dunkelheit streckt dieser sich im Verlaufe einiger Tage (vgl.hierzu: KLEIN, WITHROW, ELSTAD 1956). Um einen möglichst großen Unterschied zwischen den Dunkelkontrollen und den belichteten Pflanzen zu bekommen, beschränken wir uns daher auf eine einmalige Behandlung mit HR und auf die Auswertung bereits 24 Stunden nach dieser Belichtung. Die Größe des Plumulahakens wird mit einem Gerät ermittelt, das in Abb. 18 gezeigt wird. Gestreckter Plumulahaken ist 0°, geschlossener Plumulahaken ist 180°. Der bewegliche Schenkel des Gerätes wird so lange gedreht, bis er ebenfalls tangential am Keimling anliegt. In der Verlängerung des Fadens kann auf einem Winkelmesser der Winkel abgelesen werden. Das Ergebnis ist

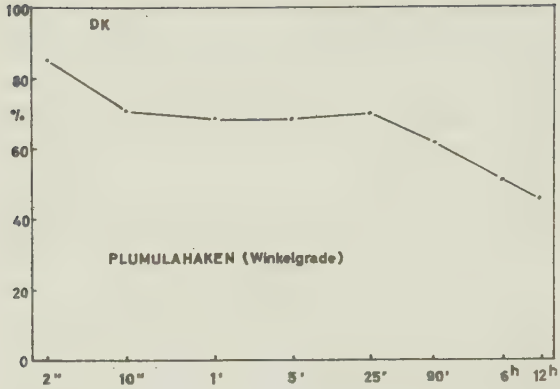


Abb. 17
Öffnung des Plumulahakens. Abszisse: Belichtungsprogramm. Ordinate: Prozent des Winkels bezogen auf die Dunkelkontrolle. Jeder Punkt ist der Mittelwert aus 35 - 38 Messungen (100% sind 98 Grade).

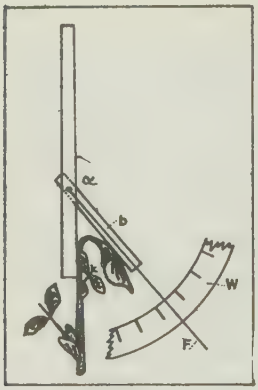


Abb. 18
Gerät zur Ermittlung des Plumulahakens: α=der in Abb. 17 wiedergegebene Winkel; b=der bewegliche Schenkel; F=Faden; W=Winkelmesser.

in Abb. 17 wiedergegeben. Der Winkel der Dunkelkontrollen beträgt zu dieser Zeit schon 98 Grad. Die Kurve zeigt wieder den typischen Verlauf von Nieder- und Hochenergiereaktion. Bei den mittleren Belichtungszeiten ist ein deutliches Plateau zu erkennen.

4. Die Anatomie etiolierter und belichteter Internodien, speziell das Festigungsgewebe.

Etiolierte Internodien knicken sehr leicht. Hat ein Dunkelkeimling eine bestimmte Länge erreicht, so fällt er um. Beides sind Anzeichen dafür, daß die Ausbildung von Festigungsgewebe nicht so schnell voranschreitet wie das Längenwachstum. Dies soll durch anatomische Untersuchungen bestätigt werden. Hierzu wird das Internodium 3 betrachtet. Verglichen werden mikroskopische Querschnitte von Dunkelkontrollen mit solchen von HR-Belichtungen (3 x 90 Minuten). Die Schnitte werden 5 mm über dem Knoten 2 durchgeführt und auf dem Objektträger mit Phloroglucin - Salzsäure gefärbt, um die Verholzung gut sichtbar zu machen.

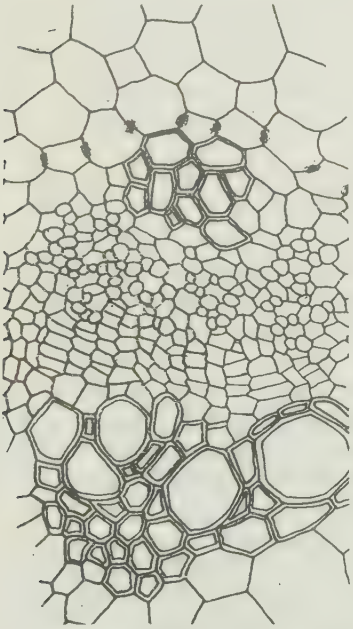


Abb. 19
Querschnitt durch ein mit HR gehemmtes Internodium. E=Endodermis mit Casparyschen Punkten; I=Interzellulare; K=Kambium; P=Phloem; S=Sklerenchymzellen; X=Xylem.

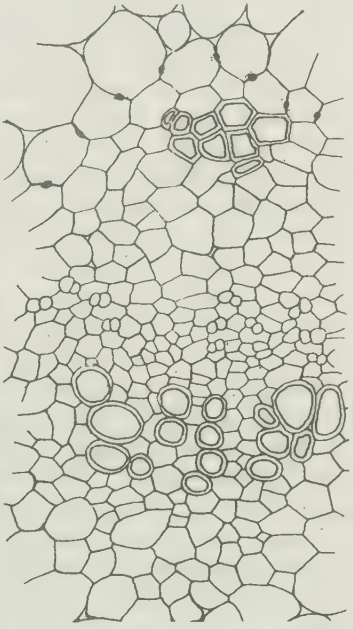


Abb. 20
Querschnitt durch die Dunkelkontrolle.

Man kann gut erkennen, daß durch die Belichtung die Differenzierung der Zellen in den Internodien sehr intensiviert ist. Obwohl die Pflanzen gleich alt sind, erscheint der Schnitt durch die Dunkelkontrolle bei weitem nicht so entwickelt. Am größten sind die Unterschiede im Xylem. Nicht nur die Anzahl der Xylemelemente wird durch Licht stark vermehrt, auch das durch Phloroglucin - Salzsäure gefärbte Lignin ist, verglichen mit der Dunkelkontrolle, tief dunkelrot. Ebenso verhalten sich das Phloem und die Sklerenchymzellen. Beide sind im Licht besser ausgebildet. Die Endodermis ist in beiden Fällen sehr gut zu erkennen. In den Dunkelkontrollen konnte sie bis in das 5. Internodium verfolgt werden, das bei der Ernte der Pflanzen noch nicht voll entwickelt war. Pflanzen, die extrem lange belichtet werden (3 Tage Dauer-HR oder 6 Tage Dauerweißlicht), zeigen die Endodermis nur bis in das 2. Internodium. Besonders außerhalb der Endodermis sind in den etiolierten Pflanzen zahlreiche Interzellularen vorhanden. Licht fördert die Bildung der Cuticula.
Für eine quantitative Untersuchung erscheint die Zahl der Sklerenchymzellen eines Querschnitts sowie der Ligningehalt des ganzen Internodiums geeignet. Etwa aus der Mitte des Internodiums 3 werden Querschnitte hergestellt, mit Phloroglucin - Salzsäure gefärbt und die nun deutlich erkennbaren Sklerenchymzellen mit Hilfe eines Zeichengerätes gezählt. Das Ergebnis ist in Abb.21 dargestellt. Schon kurze Belichtungszeiten fördern sehr die Ausbildung des Festigungsgewebes. Eine Sättigung wird etwa bei 1 - 5 Minuten erreicht. Die HER beginnt bei 90 Minuten. Für die quantitative Untersuchung des Lignins hat sich die bei BERGMANN (1964) erwähnte gravimetrische Methode nach KLASON als sehr zuverlässig erwiesen. Sie besteht im Prinzip darin, in 72% Schwefelsäure alle Zellbestandteile außer Lignin zu lösen. Nach der Reinigung des als "KLASON-Lignin" bezeichneten Rückstandes wird gewogen. Das Verhältnis von Lignin zu Trockengewicht ist in Abb. 22 wiedergegeben. Auch

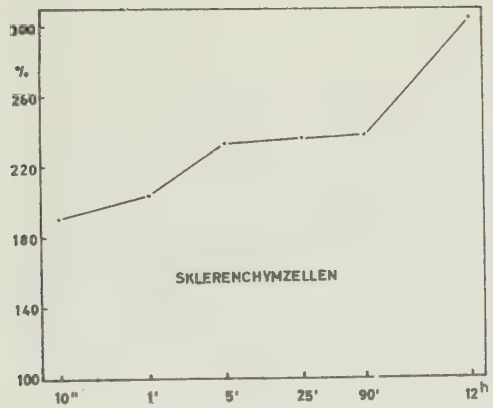


Abb. 21
Abszisse: Belichtungsprogramm. Ordinate: Sklerenchymzellen in Prozent, bezogen auf die Dunkelkontrolle. Jeder Punkt ist ein Mittelwert aus 14 Pflanzen.

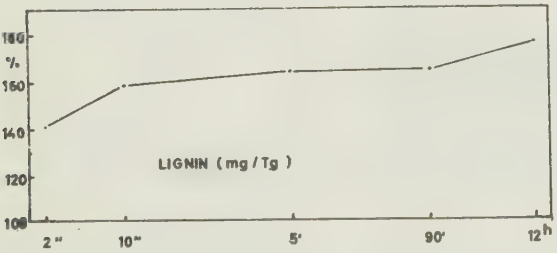


Abb. 22
Abszisse: Belichtungsprogramm. Ordinate: "KLASON-Lignin"/ Trockengewicht in Prozent bezogen auf die Dunkelkontrolle mit 100%. Das in der Kurve abgebildete Lignin stammt aus den Internodien 3 und 4.

hier fördern schon kurze Belichtungszeiten, wie 2 Sekunden HR die Bildung von Lignin. NER und beginnende HER sind deutlich zu erkennen.

5. Der Gesamtstickstoff.

MOHR hat den Stickstoffgehalt bei Sinapis als Photomorphose beschrieben. In diesem Abschnitt soll untersucht werden, ob dies auch bei Pisum zutrifft.
Wie bei Sinapis liegt auch bei unseren Pisum-Keimlingen ein geschlossenes System vor, da während der Versuchsdauer weder eine Stickstoffabgabe noch eine Aufnahme in Frage kommt (Kultur in Leitungswasser!). Dagegen ist mit größeren Verlagerungen von N-haltigen Verbindungen innerhalb des Keimlings zu rechnen, da die wachsenden Teile ihren N aus den Reservestoffen der Kotyledonen beziehen. Für diese Verlagerungen kann die N-Bestimmung der Internodien ein Maß abgeben, auch wenn nicht weiter in Eiweiß-N und löslichen N differenziert wird.

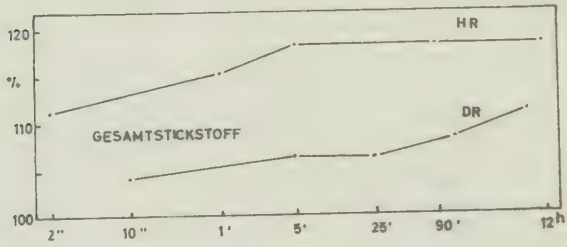


Abb. 23
Abszisse: Belichtungsprogramm. Ordinate: Ammoniak, das in der Vorlage erfaßt wurde, in Prozent, bezogen auf die Dunkelkontrolle mit 100%. Jeder Kurvenpunkt ist der Durchschnittswert aus 23 Internodien.

Die quantitative Bestimmung des Stickstoffs erfolgt nach KJELDAHL. Das in der Vorlage erfaßte Ammoniak wird auf das Trockengewicht des Internodiums bezogen. Die graphische Darstellung des Ergebnisses ist Abb. 23. HR fördert die Stickstoff-Mobilisierung schon bei kurzen Belichtungszeiten. Während hier keine HER zu erkennen ist, ist sie bei der DR-Bestrahlung am Anfang der Kurve gut zu erkennen. Der Wert 12 Stunden HR dürfte bei diesem Versuch etwas zu niedrig liegen.

6. Die Blattpigmente.

Eine Pigmentgesamtanalyse soll zunächst zeigen, welche Pigmente in den Blättern bei HR, bei DR und in einer Dunkelkontrolle gebildet werden. HR bzw. DR werden fünf Tage lang eingestrahlt. Die Extraktion erfolgt mit Aceton, Sand und wasserfreiem Natriumsulfat in einer Reibschale. Der Farbstoff aus je 7 Blättern wird analysiert mit Hilfe der Dünnschichtchromatographie. Das Laufmittel trägt die Bezeichnung "Hager I" und setzt sich aus folgenden Lösungsmitteln zusammen: 100 ml Benzin, 10 ml Isopropanol und 0,25 ml Wasser. Das Adsorbens ist Kieselgel G nach Stahl, (Merck 7731). Die beschichteten Glasplatten werden bei 80°C im Trockenschrank aufbewahrt. Als Testsubstanz dient eine Lösung aus Sudanrot, Buttergelb und Indophenolblau. Die Länge der aufgetragenen Kieselgelschicht beträgt 15 cm. Das Ergebnis der Untersuchungen ist in Abb. 24 aufgezeichnet.

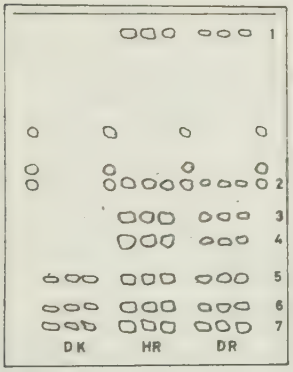


Abb. 24
Dünnschichtchromatogramm von DR, HR und DK.
Halbe Größe des Originals.
1=ß-Carotin; 2=Chlorophyllabbauprodukt;
3=Chlorophyll a;
4=Chlorophyll b;
5=Lutein; 6=Violaxanthin;
7=Neoxanthin.

Die Unterschiede zwischen HR- und DR-Bestrahlung sind nur quantitativer Art. Im DR können die Pflanzen nur bis zu einer blassen Farbe ergrünen. Dagegen treten zur Dunkelkontrolle auch qualitative Unterschiede auf. Hier fehlen ß-Carotin, Chlorophyll a und Chlorophyll b. Wird ein Gesamt-Pigmentextrakt photometriert, so kann untersucht werden, ob die Bildung aller gefundenen Pigmente in der gleichen Weise von Licht abhängig ist.

Eine graphische Darstellung solcher Absorptionskurven nach verschiedenen Lichtbehandlungen zeigt im wesentlichen parallelen Verlauf der Kurven durch den ganzen Bereich des sichtbaren Spektrums; auf eine Wiedergabe kann daher verzichtet werden. Greift man einzelne Wellenlängen heraus, dann wird deutlich, daß gelbe Pigmente schon bei kurzen Belichtungszeiten gebildet werden, während für die Chlorophyllbildung längere Belichtungszeiten erforderlich sind. Dies geht deutlich aus einem Vergleich der Extinktionen bei 430 und 660 nm hervor (Abb. 25): Bis zu einer Belichtung von 90 Minuten finden wir im Rotgipfel des Chlorophylls keine Extinktion; erst 6-stündige Belichtung induziert die Chlorophyllbildung in stärkerem Maße.

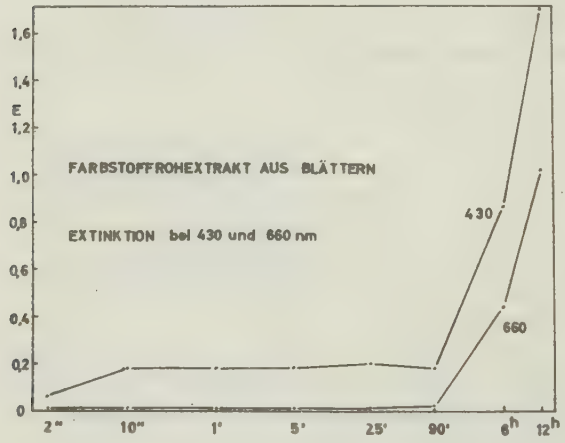


Abb. 25
Abszisse: Belichtungsprogramm, logarithmisch aufgetragen.
Ordinate: Extinktion einiger Wellenlängen: 430 und 660 nm.

Eine Differenzierung der Kurven in NER und HER ist hier nicht möglich und in Anbetracht des komplexen Reaktionsgeschehens bei der Chlorophyllbildung auch kaum sinnvoll.

7. Die Länge des Blattstieles.

In Abb. 26 wird mit einer Skizze erklärt, was in den folgenden Versuchen mit der Bezeichnung Blattstiel zu verstehen ist. Die gemessenen Werte stellen den Abstand von Knoten 4 zum Grund der Fiederblättchen dar.

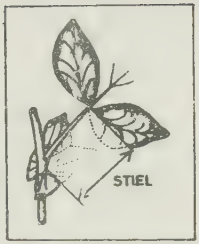


Abb.26

Die Länge der Bestrahlung beeinflußt die Länge des Blattstieles. Kurze Belichtungen mit Hellrot (Abb.27)

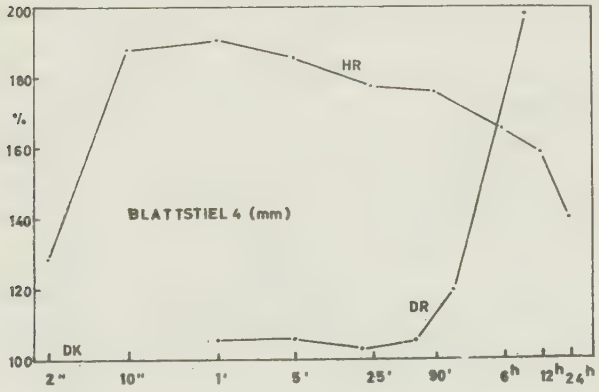


Abb.27
Abszisse: Belichtungsprogramm. Ordinate: Länge des Blattstieles in Prozent, bezogen auf die Dunkelkontrolle mit 100%. Der Anstieg bei HR von der DK bis 1 Minute, der Abfall der Kurve von 1 Minute HR bis 24 Stunden HR werden mit dem t-Test als signifikant ermittelt. Ebenso der Anstieg bei DR von 60 Minuten bis 10 Stunden.

fördern stark sein Längenwachstum. In einer Minute HR erreicht diese Förderung ihr Optimum. Bei größeren Lichtmengen nimmt die Förderung des Längenwachstums wieder ab. Dunkelrot wirkt bei kurzen Belichtungszeiten

nur schwach fördernd auf das Längenwachstum. Etwa ab 60 Minuten erfolgt eine starke Förderung durch die Hochenergiereaktion (Abb.27, DR). Während also die DR-Wirkungskurve in gleicher Weise erklärt werden kann wie bei den übrigen Photomorphosen, weicht das Ergebnis für lange eingestrahltes HR grundsätzlich von der erwarteten Reaktion ab.

Wir wollen dennoch versuchen, die bei kurzen Einstrahlungszeiten mit HR erzielte Förderung der Blattstiellänge durch nachfolgendes DR zu revertieren. Bei 5 Min. Hellrot befinden wir uns zwar schon wieder im absteigenden Teil der Kurve (Abb.27), aber es besteht, verglichen mit der Dunkelkontrolle, eine Längenförderung um etwa 85 Prozent. Aus versuchstechnischen Gründen wird daher auch hier an der 5 Minuten dauernden Vorbehandlung mit HR festgehalten.

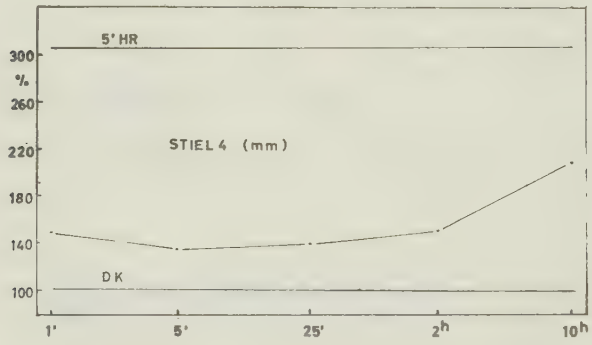


Abb. 28
Abszisse: Belichtungsprogramm für die DR-Bestrahlung nach der HR-Induktion. Ordinate: Länge des Blattstieles in Prozent, bezogen auf die Dunkelkontrolle mit 100%. Die Differenzen zwischen der Dunkelkontrolle und 5 Minuten HR-Bestrahlung, zwischen Hellrotinduktion und der abgebildeten Kurve sind signifikant.

Die gesamte Versuchsreihe wird erst mit 5 Minuten HR und anschließend verschieden lange Zeiten mit DR behandelt. Das Resultat gibt Abb. 28 wieder. DR revertiert die HR-Induktion; der Anfangsteil der HR-Wirkung

kann also mit der NER erklärt werden. Lange einwirkendes DR (10 Stunden) führt zu einer HER mit einer Förderung der Blattstiellänge. Vergleiche dazu auch Abb. 27, DR.

Aufgrund der abweichenden Verhältnisse beim Blattstiel schien der Versuch von Interesse, ob und in welchem Maße die Wirkung von lange eingestrahltem HR durch nachfolgendes DR modifiziert werden kann. Eine Versuchsreihe wird mit verschieden langen Zeiten HR behandelt. Diese Belichtungen würden einen steilen Anstieg bis 1 Minute erbringen, dann bis zu 24 Stunden einen zunehmenden Abfall in der Länge. Wird jedoch nach jeder Bestrahlung jeweils mit 5 Minuten DR belichtet, so kommen wir zu einem Ergebnis, das in Abb. 29 wiedergegeben wird. Der steile Anstieg der NER wird von DR

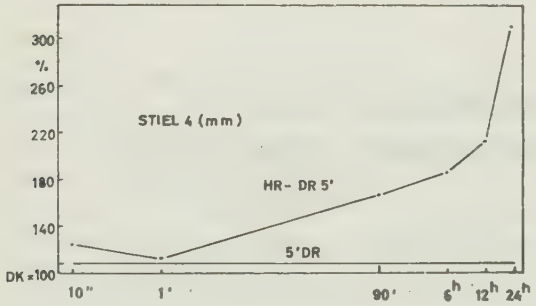


Abb. 29
Abszisse: Belichtungsprogramm für die Vorbehandlung der Versuchsreihe mit HR. Ordinate: Länge des Blattstieles in Prozent, bezogen auf die Dunkelkontrolle mit 100%. Bei etwa 110% verläuft die Kontrolle für 5 Minuten DR-Bestrahlung. Jeder Kurvenpunkt ist der Mittelwert aus etwa 25 Einzelmessungen.

revertiert. Es war jedoch nicht zu erwarten, daß 5 Minuten DR nach langen HR-Belichtungen, wie 6 bis 24 Stunden, von so großer Wirkung sein könnten. Das gefundene Ergebnis gleicht dem Versuch mit alleiniger Dunkelrotbehandlung zunehmender Belichtungszeiten.

Bei den Internodien und Blättern kann keine hiermit vergleichbare Reaktion gefunden werden. Der Anstieg im Bereich langer Belichtungen mit HR und kurzem folgenden DR wird mit dem t-Test als signifikant bestätigt. In den zuletzt beschriebenen Versuchen kann man sehen, daß am Blattstiel Reaktionen erfolgen, die nicht ohne weiteres so erklärt werden können, wie die Mehrzahl der hier angeführten Versuche. Um mehr Hinweise für den vorliegenden Reaktionsmechanismus zu gewinnen, wird eine Reihe gezielter Versuche mit wechselnden Hellrot-Dunkelrot-Belichtungen durchgeführt, wie sie in Abb. 30 beschrieben werden. Die Begründung dieser Versuche erfolgt in der Diskussion.
Der Versuch 1 wird drei Tage lang alle 12 Stunden 1 Minute HR belichtet. Die restliche Zeit sind die Pflanzen im Dunkel. In Versuch 2 stehen die Keimlinge drei Tage lang im Dauer-HR. In Versuch 3 erhalten die Pflanzen erst einen Tag HR, dann nach je 12 Stunden Dunkelheit 1 Minute HR, zwei Tage lang.

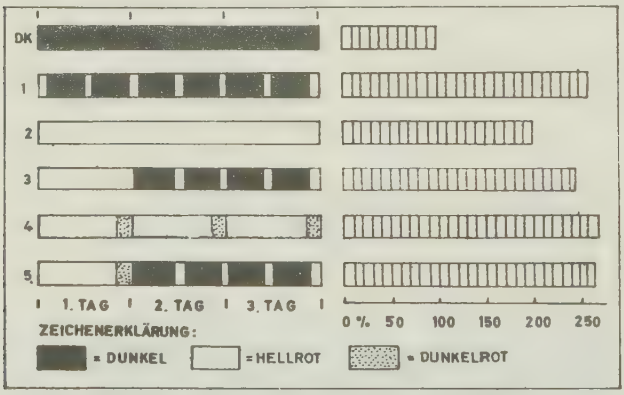


Abb. 30
DK=Dunkelkontrolle; 1, 2, 3, 4, 5 (links) sind die oben beschriebenen Versuche; HR: kurze Abstände je 1 Min., lange Abstände 24 Std.; DR: jeweils 5 Min.
Im Säulendiagramm (rechte Hälfte der Abb.) sind die Längen der ermittelten Blattstiele in Prozent dargestellt. Es sind Mittelwerte aus 25 Einzelmessungen.

Bei Versuch 4 wird die dreitägige HR-Belichtung nach je 24 Stunden mit 5 Minuten DR unterbrochen. Das ganze Programm endet also mit DR. Versuch 5 endet nach dem 1. Tag Dauer-HR ebenfalls mit 5 Minuten DR. An den restlichen Tagen wechselt je 1 Minute HR mit 12 Stunden Dunkelheit. Auf das Ergebnis dieses Versuches (Abb.30, rechts) wird in der Diskussion näher eingegangen.

8. Die Länge der Hauptwurzel.

In wenigen Versuchsreihen wird die Länge der Hauptwurzel ermittelt. Obwohl die einzelnen Werte sehr schwanken und die Mittelwerte daher mit einem relativ hohen Fehler behaftet sind, hat es den Anschein, daß auch die Dosis-effektkurve über die Wurzellänge anders verläuft, als die Mehrzahl der untersuchten Parameter. - Kurze Belichtungszeiten fördern das Wachstum der Wurzel und lange vermindern es.

C. Ergänzende Versuche:

Die Belichtung von Samen bei Pisum sativum.

In den Hauptversuchen trat immer wieder eine erhebliche Streuung der Werte zwischen Versuchen auf, die sich insbesondere in den Dunkelkontrollen sehr störend auswirkte. Ein Grund hierfür könnte darin zu finden sein, daß der Versuchsansatz (Beizen, Quellen, Auslegen in Keimschalen) noch unter Tageslichtbedingungen erfolgte, die zeitlich und bezüglich der Intensität nicht standardisiert waren. Daraus ergibt sich die Frage, ob bereits im frühesten Stadium eine Lichtempfindlichkeit besteht, die nicht vernachlässigt werden darf.

1. Der allgemeine Versuchsansatz erfolgt, wie schon beschrieben. Jede Petrischale enthält 35 Samenkörner, die 20 Min. in Saponin-Sublimat (0,5%) gebeizt wurden, außerdem 10 ml Wasser zur Quellung. Bevor nun die Samen im Dunkel keimen, erfolgt eine Belichtung mit Hellrot. Eine Versuchsreihe hat folgende Lichtbehandlungen: DK, 10, 30, 60, 120, 360 Minuten HR. Nach drei Tagen werden alle Keimlinge in die

Versuchsgefäße überführt. Hier wachsen sie noch 9 Tage. Bei der Auswertung wird die Länge des ersten und zweiten Internodiums gemessen. Das Ergebnis ist in Abb. 31

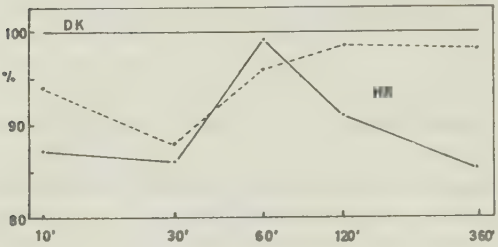


Abb. 31
Die Einwirkung von Hellrot.
Abszisse für die ausgezogene Kurve: Belichtungszeiten in Minuten.
Abszisse für die gestrichelte Kurve: Zeiten der Quellung, bevor mit 10 Minuten HR belichtet wird.
Ordinate: Länge der Internodien in Prozent, bezogen auf die DK mit 100%.

(ausgezogene Kurve) wiedergegeben. Schon 10 bis 30 Minuten HR führen zu einer Hinderung der Internodienlänge. Bei 60 Minuten erreicht der Wert fast wieder die Dunkelkontrolle. Mit zunehmender Belichtungszeit wird die Länge der Internodien wieder gehindert. Die Längenunterschiede von der DK zu 30 Minuten HR, von 30 zu 60 Minuten und von 60 zu 360 Minuten HR werden mit dem dreifachen mittleren Fahler und mit dem t-Test als signifikant ermittelt.

2. Bei dem letzten Versuch ist nicht berücksichtigt, daß die Samen auch während der Belichtung Wasser aufnehmen, und daß so die Wirksamkeit des Lichtes geändert werden kann. Im folgenden Versuch wird die Belichtungszeit konstant gehalten (10 Minuten HR). Die Belichtung erfolgt, wenn die Erbsen 10, 30, 60, 120 oder 360 Minuten gequollen sind. Das Ergebnis zeigt Abb. 31, gestrichelte Kurve. Bis 30 Minuten werden die Internodien gehindert. Bei zunehmender Quellung nähert sich die Länge immer mehr

dem Wert der DK. Ein erneuter Abfall, wie im vorigen Versuch, erfolgt hier nicht. Der Abfall der Kurve bis 30 Minuten und der Anstieg bis 360 Minuten ist signifikant.

3. Die unter 1 und 2 beschriebenen Versuche werden mit DR durchgeführt. Die ausgezogenen Linien stellen die Internodien 1 und 2 bei zunehmender Belichtung und zunehmender Quellung dar. Die Kurven für die Internodien laufen nicht parallel, wie bei der HR-Bestrahlung. Sie sind Mittelwerte aus 6 Versuchen, die alle den gleichen Verlauf zeigen. Die gestrichelte Linie gibt die Wirkung von 10 Minuten DR zu verschiedenen Zeiten der Quellung wieder. Die Internodien 1 und 2 zeigen die gleiche Reaktion und sind als Mittelwert abgebildet.

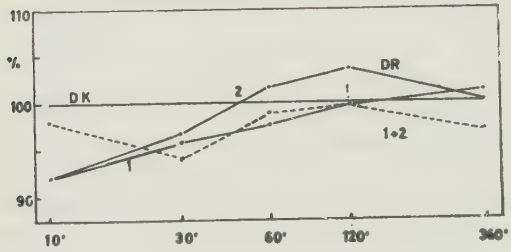


Abb. 32
Die Einwirkung von Dunkelrot.
Abszisse und Ordinate siehe Abb. 31.

4. Um den Einfluß der zunehmenden Quellung auszuschalten, erfolgt in diesem Versuch die Beizung der Samen einen Tag vor der Belichtung. Zur Zeit der Lichtbehandlung sind sie wieder trocken (Die Samen standen nach der Beizung etwa 12 Stunden lang bei 28°C im Konstantraum). Wie in Versuch 1 wird mit 10 bis 360 Minuten HR belichtet. Pro Lichtbehandlung werden 96 Pflanzen verwendet, um für die geringe Reaktion den mittleren Fehler möglichst klein zu halten. Das Ergebnis zeigt Abb. 33. Im Gegensatz zu den Belichtungen der feuchten Samen erhalten wir hier zunächst eine Förderung des Wachstums in Internodium 1,

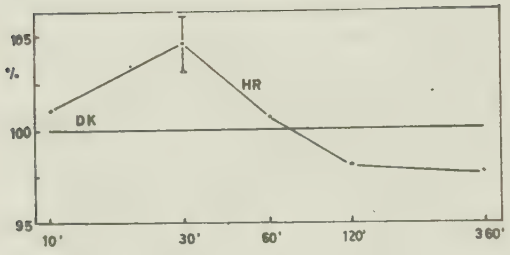


Abb. 33
Die Einwirkung von HR auf wieder getrocknete Samen. Abszisse: Belichtungsprogramm. Ordinate: Länge des 1. Internodiums in Prozent bezogen auf die Dunkelkontrolle mit 100%; bei 30 Minuten einfacher mittlerer Fehler.

die mit zunehmender Belichtungsdauer geringer wird. Obwohl der Versuchsansatz sehr groß war, ist der einfache mittlere Fahler dennoch relativ groß. Das Ergebnis darf daher nur als Hinweis gewertet werden. Vielleicht können durch Verbesserung der Versuchsmethoden bessere Ergebnisse erzielt werden.

4. Diskussion

In dieser Arbeit werden junge Dunkelkeimlinge von Pisum sativum mit Licht (Hellrot, Dunkelrot, Hellrot-Dunkelrot) verschiedener Dauer bestrahlt. Die erfolgten photomorphogenetischen Reaktionen können über die Art des absorbierenden Pigmentes Aufschluß geben. Nach den Arbeiten von PARKER, HENDRICKS, BORTHWICK und WENT (1949), SALE und VINCE (1959), FURUYA und HILLMAN (1964), FURUYA und TORREY (1964) können wir voraussetzen, daß auch bei Pisum sativum die Photomorphogenese der Internodien, Blätter und Seitenwurzeln durch die Nieder- und Hochenergiereaktion gesteuert wird.

1. HÄCKER, HARTMANN und MOHR (1964) untersuchten die Zellänge der 5. und 6. Cortexschicht im Hypokotyl von Lactuca sativa. Sie kamen zu dem Ergebnis, daß während des von ihnen untersuchten Zeitraumes das Wachstum im Cortexbereich fast ausschließlich auf Zellwachstum zurückzuführen ist, und zwar sowohl im Dauerdunkel als auch bei Belichtung. Daraus folgerten sie, daß man mit einiger Sicherheit damit rechnen kann, daß Messungen zum Wachstum des Hypokotyls das Streckungswachstum der Cortexzellen repräsentieren können. Eine Hemmung der mitotischen Aktivität bei hohen Intensitäten konnte in den oben erwähnten Cortexschichten jedoch festgestellt werden.
THOMSON und MILLER (1963) führten entsprechende Versuche bei Pisum sativum durch. Sie kamen zu dem Ergebnis, daß bei belichteten Pflanzen sowohl die Länge der gemessenen Cortexzellen, als auch ihre Anzahl vermindert wird. Sie führten dieses Ergebnis darauf zurück, daß sich die Zellen im Licht schneller differenzieren und somit ihre Teilungsfähigkeit schneller verlieren.
Die eigenen Untersuchungen über die Anzahl der Epidermiszellen pro Internodium bei Pisum sativum brachten das Ergebnis, daß Dunkelkontrollen und verschiedenartig belichtete Versuchspflanzen auch dann keine Unterschiede in der Anzahl der Epidermiszellen aufweisen, wenn eine Längenhinderung der Internodien

von 100 auf 25 Prozent erfolgt war. Die Unterschiede zu den Versuchen von THOMSON und MILLER (1963) beruhen wohl darauf, daß bei ihnen die Auswertung der Pflanzen verschiedener Behandlung nicht zur gleichen Zeit nach der Aussaat erfolgte, sondern zu einem Zeitpunkt, bei welchem die Pflanzen das gleiche morphologische Alter zeigten. Das war nach den Angaben der Verfasser für die Dunkelkontrollen nach 10 Tagen und für die belichteten Pflanzen nach 8 Tagen. Diese zwei Tage Unterschied könnten die Differenzen erklären.

2. Vergleichen wir den Kurvenverlauf für die Hemmung des Internodienwachstums mit den Ergebnissen der Arbeiten von MOHR (1957) an Sinapis, dann können wir eine Übereinstimmung feststellen. Mit zunehmender Belichtungszeit erfolgt eine zunehmende Hemmung des Längenwachstums der Internodien. Schon bei etwa 1 Min. HR ist eine Länge erreicht, die auch bei langen Einstrahlungszeiten bis zu 6 Stunden HR nicht wesentlich unterschritten wird (vgl. Abb. 12). Das heißt, daß die Photoreaktion schon bei etwa 1 Min. HR gesättigt ist. Berücksichtigen wir noch, daß in diesem Bereich die HR-Wirkung durch DR revertiert werden kann, so haben wir es offensichtlich mit der NER (MOHR 1957) zu tun, die aus dem Phytochromsystem erklärt werden kann. Bei sehr langen Belichtungszeiten mit HR (bis 24 Stunden) erfolgt ein weiterer steiler Abfall der Kurven; eine starke Hemmung des Längenwachstums der Internodien erfolgt auch bei sehr langen Einstrahlungszeiten mit DR. Dies entspricht vollständig der Hochenergiereaktion (MOHR 1957).

3. Eine Diskussion möglicher Reaktionsmechanismen, die zu den teilweise nicht ausreichend gesicherten Ergebnissen der Samenbelichtung führen, ist beim jetzigen Stand der Versuche noch nicht möglich. Vielleicht sollten die Versuche mit stärkeren Lichtquellen durchgeführt werden, um die langen Belichtungszeiten zu verkürzen. Ein besonderes Augenmerk sollte dabei den schon begonnenen "Trockenbelichtungen" gegeben werden.

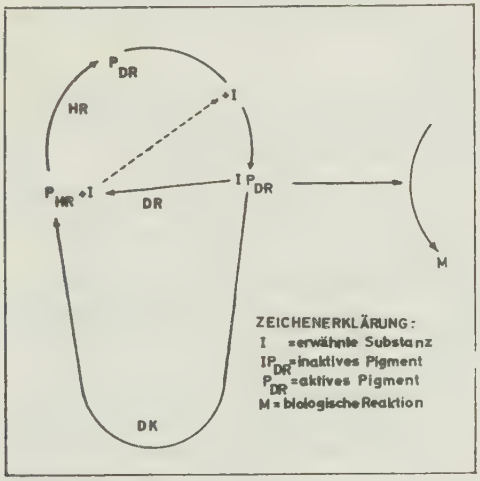
4. Wir betrachten in dieser Arbeit den Kurvenverlauf folgender Parameter: Bildung von Sklerenchymzellen, Bildung von Lignin, Förderung des Gesamtstickstoffs und Öffnung des Plumulahakens. Alle diese Kurven stimmen in ihrem allgemeinen Verlauf mit derjenigen der Internodienhemmung überein. Wir folgern, daß die oben erwähnten Parameter ebenfalls durch NER und HER gesteuert werden. Die abweichenden Verhältnisse bei den Blattstielen sollen weiter unten besprochen werden.

5. Der Kurvenverlauf der Chlorophyllbildung in Abhängigkeit von der Dauer der HR-Bestrahlung entspricht weitgehend den Ergebnissen von VIRGIN und wäre demnach so zu interpretieren, daß erst durch die Umwandlung $P_{HR} \longrightarrow P_{DR}$ eine Bildung von Protochlorophyll ermöglicht wird, das dann in einer zweiten Lichtreaktion unmittelbar in Chlorophyll umgewandelt würde. Dagegen steht die Angabe von MADSEN, daß auch in Dunkelkeimlingen von Triticum und Hordeum schon Protochlorophyll gefunden werden kann. In eigenen Versuchen ließ sich auch bei Pisum in den Blättern der Dunkelkeimlinge mittels UV-Fluoreszenz Protochlorophyll nachweisen. Solche Befunde können jedoch nicht als Argument gegen die oben vorgeschlagene Deutung gewertet werden, solange über die Menge des vorhandenen Protochlorophylls keine Angaben vorliegen.
Insgesamt sind also die Versuche zur Chlorophyllbildung wegen der Vielfalt der hier zusammenlaufenden Reaktionen wenig geeignet, mit den übrigen Photomorphosen des Pisum-Keimlings verglichen zu werden.

6. Während die meisten hier beschriebenen Photomorphosen mit der NER und HER erklärt werden können, weichen die Reaktionen am Blattstiel davon ab.
Warum es im hohen Energiebereich bei HR zu einer zunehmenden Verkürzung der Blattstiellänge kommt, kann noch nicht eindeutig geklärt werden. Die bei allen Parametern gut erkennbare "HR-Wirkung" der DR-Bestrahlung ist hier ebenfalls sehr gering, obwohl schon kurze Belichtungen mit HR zu einer großen Förderung der Blattstiellänge führen.

Ebenso gilt es noch einige klärende Versuche zu machen, wenn die Reaktion für die konstante DR-Belichtung nach einer zunehmenden Vorbehandlung mit HR erklärt werden soll.
Es ist möglich, daß die von FISCHER (1963) und HAUPT (1966) erwähnte Inaktivierung von P_{DR} zu $P_{inaktiv}$ zur Lösung dieser Fragen beitragen könnte.
Danach geht das bei der Bestrahlung mit HR gebildete, physiologisch aktive P_{DR} in der Dunkelheit schnell in eine morphogenetisch unwirksame Form ($P_{inakt.}$) über. Durch lange Dunkelzeiten geht dieses wieder in P_{HR} über. Wesentlich schneller verläuft die Umwandlung von P_{DR} oder $P_{inaktiv}$ mit DR in die physiologisch ebenfalls unwirksame Form P_{HR}. Auch FISCHER (1963) nimmt an, daß die in der Literatur erwähnte langsame Rückverwandlung des P_{DR} in P_{HR} (MOHR 1960b) sich dann auf das $P_{inaktiv}$ beziehen dürfte. Es werden hier Versuche durchgeführt (Abb. 30 links), die diese Möglichkeit klären sollen. Die Ergebnisse sind in Abb. 30 rechts zusammengefaßt. Nach den oben beschriebenen Vorstellungen von der Inaktivierung des P_{DR} erhalten wir in Versuch 1 siebenmal kurze Zeit P_{DR} und ein Maximum in der Reaktion. Bei Versuch 2 wird nur einmal P_{DR} gebildet, das dann für lange Zeit in der inaktiven Form liegen bleibt, was im Ergebnis zu einem Minimum führt. Im 4. Versuch gelangen wir durch die dreimalige Unterbrechung der HR-Bestrahlung mit DR dreimal zu einer Neubildung von P_{DR} und damit wieder zu einem Maximum der Blattstiellänge. Die Versuche 3 und 5 unterscheiden sich nur durch 5 Minuten Dunkelrot nach einem Tag Dauer-HR, bei Versuch 5. Hier wurde $P_{inaktiv}$ durch DR schnell in P_{HR} überführt und steigerte somit die Wirksamkeit der darauf folgenden kurzen HR-Bestrahlungen. Die Reaktion führt somit wieder zu einem Maximum. In Versuch 3 können die 4 kurzen Induktionen von P_{DR}, ohne vorheriges DR, die Reaktion nur noch zu einer mittleren Reaktion steigern.
Wir können sehen, daß die theoretisch erwarteten Ergebnisse gefunden wurden. Diese Reaktionen gelten, wie die Versuche zeigen, nur für die Blattstiele. Eventuell könnte hier eine Substanz vorhanden sein, die sich mit P_{DR} ver-

bindet und dieses inaktiviert. Diese Verbindung würde sich langsam in der Dunkelheit und schnell durch DR-Bestrahlung lösen, unter Rückbildung von P_{HR} und dieser Substanz.
Folgendes Schema soll das kurz erläutern:



Ein ähnliches Schema ist bei HARTMANN (1966) zu finden. Auch er nimmt an, daß P_{DR} sich mit einer noch unbekannten Substanz (X) verbindet; allerdings ist nach seinen Vorstellungen gerade diese gebundene Form die photomorphogenetisch aktive, das freie P_{DR} dagegen inaktiv.

5. Zusammenfassung

1. Die Differenzierung der Zellen im Internodium von Pisum sativum wird durch die Einwirkung des Lichtes intensiviert. Während die Endodermis in etiolierten Pflanzen bis kurz unterhalb der Gipfelknospe verläuft, endet sie in normal belichteten Pflanzen im 2. Internodium.

2. Die Etiolementverhinderung durch Licht ist auf eine Längenhinderung der Zellen zurückzuführen. Die Zellteilungen werden demnach nicht beeinflußt.

3. Eine Änderung in der Ausbildung der Blattranken durch Licht konnte nicht festgestellt werden.

4. Durch Dünnschichtchromatographie wurden folgende Pigmente gefunden: ß-Karotin, Chlorophyll a, Chlorophyll b, Lutein, Violaxanthin und Neoxanthin. ß-Karotin und die Chlorophylle fehlen in den Dunkelkontrollen.

5. Die Hinderung des Internodienwachstums, Förderung des Blattwachstums, Bildung von Sklerenchymzellen und Lignin, Steigerung der Proteinsynthese und die Öffnung des Plumulahakens werden durch die Nieder- und Hochenergiereaktion gesteuert.

6. Licht übt schon zu einem Zeitpunkt, in dem der Same beginnt, bei der Quellung Wasser aufzunehmen, eine morphogenetische Wirkung auf den entstehenden Keimling aus. Sie ist in diesem Falle an der Länge des 1. und 2. Internodiums festgestellt worden.

7. Es wurde versucht, einen Teil der Reaktionen am Blattstiel mit einer Inaktivierung des physiologisch aktiven P_{DR} zu erklären. Nach dieser Vorstellung verbindet sich eine in den Blattstielen vorhandene Substanz mit P_{DR}, der physiologisch aktiven Pigmentform des Phytochroms.

$$P_{DR} + I \longrightarrow I \cdot P_{DR} .$$

IP_{DR} ist physiologisch inaktiv.

6. Literatur

BERTSCH, W.F. und HILLMAN, W.S.: The photoinhibition of growth in etiolated stem segments. I. Growth caused by sugars in Pisum. Am. J. Bot. 48, 504-511 (1961).

BERGMANN, L.: Der Einfluß von Kinetin auf die Lignin-bildung und Differenzierung in Gewebekulturen von Nicotiana tabac. (var. Samsun).
Planta 62, 221-254 (1964).

BJÖRN, L.O. und VIRGIN, H.I.: The influence of red light on the growth of pea seedlings. An attempt to localice the perception.
Physiol. Plantarum 11, 363-373 (1958).

DOWNS, J.R.: Photoreversibility of leaf and hypocotyl elongation of dark grown Red Kidney bean seedlings.
Plant Physiol. 30, 468-473 (1955).

FISCHER, W.: Untersuchungen über die Inversion der Schwachlichtbewegung des Mougeotia-Chloroplasten.
Zeitschr.f.Bot. 51, 348-387 (1963).

FLETCHER, R.A., ZALIK, S.: Effect of light quality on growth and free indolacetic acid content in Phaseolus vulgaris. Plant Physiol. 39, 328-331 (1964).

FURUYA, M., TORREY, J.G.: The reversible inhibition by red and far-red light of auxin-induced lateral root initiation in isolated pea roots.
Plant Physiol. 39, 987-991 (1964).

FURUYA, M., HILLMAN, W.S.: Observations on spectrophotometrically assayable phytochrome in vivo in etiolated Pisum seedlings.
Planta 63, 31-43 (1964).

FURUYA, M., THOMAS, R.G.: Flavonoid complexes in Pisum sativum L. Effects of red and far-red light on biosynthesis of kaempferol complexes and on growth in etiolated plumules.
Plant Physiol. 39, 634-642 (1964).

GALSTON, A.W., BAKER, R.S.: Studies on the physiology of light action. V. Photoinductive alteration of auxin metabolisme in etiolated peas.
Am.J.Bot. 40, 512-516 (1963).

GALSTON, A.W., TUTTLE, A.A., PENNY, P.J.: A kinetic study of growth movements on photomorphogenesis in etiolated pea seedlings.
Am.J.Bot. 51, 853-858 (1964).

GOODWIN, R.H.: On the development of xylary elements in the first internode of Avena in dark and in light.
A.J.Bot. 29, 818-828 (1942).

HÄCKER, M., HARTMANN, K.M., MOHR, H.: Zellteilung und Zellwachstum im Hypocotyl von Lactuca sativa L. unter dem Einfluß des Lichtes.
Planta 63, 253-268 (1964).

HARTMANN, K.M.: A general hypothesis to interpret "High Energy Phenomena" of photomorphogenesis on the basis of phytochrome.
Photochemistry and Photobiology 5, 349-366 (1966).

HUNTER, N.W., HUNTER, R., KING, J.W., PINKNEY, A.V.: Effects of light on the rate of respiration in the stem of Pisum sativum L.
Plant Physiol. 31, 167-169 (1956).

KENT, M., GORTNER, W.A.: Effects of pre-ilumination on the response of split pea stems to growth substances.
Bot. Gaz. 112, 307-311 (1950).

KLEIN, R.M., WANSOR, J.: Effects of non ionizing radiation on expansion of disks from leaves of dark-grown bean plants.
Plant Physiol. 38, 5-10 (1963).

KLEIN, W.H., WITHROW, R.B., ELSTAD, V.B.: Response of the hypocotyl hook of bean seedlings to radiant energy and other factors.
Plant Physiol. 31, 289 (1956).

KOLDA, A.: Zur Anatomie etiolierter und periodisch belichteter Pflanzen und über die Wirkung nachträglicher Kultur im Lichte.
Beihefte z.Bot.Centralblatt 57A, 319-380 (1937).

LANE, H.C., SIEGELMAN, H.W., BUTLER, W.L., FIRER, E.M.: Detection of phytochrome in green plants.
Plant Physiol. 38, 414-416 (1963).

LOCKHART, J.A.: Reversal of light inhibition of peastem growth by the gibberellins.
Proc.Natl.Acad.Sci.U.S. 42, 841-848 (1956).

LOCKHART, G.A.: Studies on the mechanism of stem growth inhibition by visible radiation.
Plant Physiol. 34, 457-460 (1959a).

LOCKHART, G.A., GOTTSCHALL, V.: Growth responses of Alaska pea seedlings to visible radiation on gibberellic acid.
Plant Physiol. 34, 460-465 (1959b).

MADSEN, A.: Protochlorophyll / Chlorophyll conversion and regeneration of protochlorophyll in etiolated leaves.
Physiol. Plantar. 15, 815-820 (1962).

MOHR, H.: Die Beeinflussung der Keimung von Farnsporen durch Licht und andere Faktoren.
Planta (Berl.) 46, 534-551 (1956).

MOHR, H.: Der Einfluß monochromatischer Strahlung auf das Längenwachstum des Hypocotyls und auf die Anthocyanbildung bei Keimlingen von Sinapis alba L. Planta (Berl.) 49, 389-405 (1957).

- : Der Lichteinfluß auf die Haarbildung am Hypokotyl von Sinapis alba L. Planta (Berl.) 53, 219-245 (1959a).

- , SCHOSER, G.: Eine Interferenzfilter-Monochromatoranlage für photobiologische Zwecke. Planta 53, 1-17 (1959b).

- , NOBLE, A.: Die Steuerung der Schließung und Öffnung des Plumulahakens bei Keimlingen von Lactuca sativa durch sichtbare Strahlung. Planta 55, 327-342 (1960a).

- : Photomorphogenetische Reaktionssysteme in Pflanzen. 1.Teil. Ergebn.der Biol. 22, 67-107 (1960b).

- , PINNIG, E.: Der Einfluß des Lichtes auf die Bildung von Blattprimordien am Vegetationskegel der Keimlinge von Sinapis alba L. Planta (Berl.) 58, 569-579 (1962).

- : Die Photomorphogenese der Dicotylenkeimlinge. Naturwiss.Rundsch. 16, 1-9 (1963)

- : Steuerung der pflanzlichen Entwicklung durch Licht. Naturwiss.Rundsch. 18, 101-108 (1965).

NAKAMURA, E.: Studies on the branching in Pisum sativum L. Special report of laboratory of horticulture. Shiga Agricultural College 1965.

PARKER, M.W., HENDRICKS, S.B., BORTHWICK, H.A., WENT, F.W.: Special sensitivities for leaf and stem growth of etiolated pea seedlings and their similarity to action spectra for photoperiodism. Am.J.Bot. 36, 194-204 (1949).

PRICE, L., KLEIN, W.H.: Red, far-red response and chlorophyll synthesis. Plant Physiol. 36, 733-735 (1961).

SALE, P.J.M., VINCE, D.: Effects of wave-length and time of irradiation on internode length in Pisum sativum and Tropaeolum majus. Nature, 1174-1175 (1959).

STOLWIJK, J.A.J.: Proceedings Ser.C 55. 489-502 (1952).

THOMSON, B.F., MILLER, P.M.: The role of light in histogenesis and differentiation in the shoot of Pisum sativum. I. The apical region.
Am.J.Bot. 49, 303-390 (1962a).

- , - : The role of light in histogenesis and differentiation in the shoot of Pisum sativum. II. The leaf.
Am.J.Bot. 49, 383-387 (1962b).

- , - : The role of light in histogenesis and differentiation in the shoot of Pisum sativum. III. The internode.
Am.J.Bot. 50, 219-227 (1963).

TORREY, J.G.: Effects of light on elongation and branching in pea roots.
Plant Physiol. 27, 591-602 (1952).

VIRGIN, H.I.: Studies on the formation of protochlorophyll and Chlorophyll under verying light treatments.
Physil.Plantarum 11, 347-362 (1958).

WENT, F.W.: Effects of light on stem and leaf growth.
Am.J.Bot. 28, 83-95 (1941).

WILLIAMS, W.T.: A biophysical study of etiolated broad bean internodes.
Journ. of exp. Botany 6, 451-457 (1955).

L e b e n s l a u f

Hermann L i n d n e r

geboren am 12. November 1938 in Eschenfelden
als Sohn des Lehrers Johann Karl Lindner und seiner
Ehefrau Emma, geb. Seybold.

Schulbildung und Studium:

1944 - 1950 Volksschule in Eschenfelden
1950 - 1959 Oberrealschule in Sulzbach-Rosenberg.
Reifezeugnis dieser Schule vom 15. 7. 1959

Seit dem Wintersemester 1960/61 Studium an der
Friedrich-Alexander-Universität Erlangen-Nürnberg:
Chemie - Biologie - Erdkunde für das Höhere Lehramt.

Offsetdruck - Fotodruck
Josef Hogl
8520 Erlangen, Hauptstr. 109, (Nähe Martin-Luther-Platz,) Tel. 22990

Offsetdruck - Fotodruck
- J. Hogl, 8520 Erlangen, Hauptstr. 109, (Nähe Martin-Luther-Platz) Telefon 22990 -